

**Zeitschrift:** Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich  
**Herausgeber:** Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)  
**Band:** 61 (1977)

**Artikel:** Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen  
**Autor:** Müller-Schneider, P.  
**Kapitel:** IX: Bedeutung der Verbreitungsbiologie fuer andere Zweige der Botanik  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-308500>

#### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 31.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

LÜDI 1930, S. 719) grosse Aufmerksamkeit geschenkt werden.

## IX. BEDEUTUNG DER VERBREITUNGSBIOLOGIE FUER ANDERE ZWEIGE DER BOTANIK

Es ist von grossem Nutzen, Spezialgebiete der biologischen Forschung auch mit denjenigen Wissengebieten in Verbindung zu bringen, die ihre Ergebnisse auswerten können.

Die Verbreitungsbiologie erlangt nun insbesondere für die Floreneschichte, die Prähistorie, die Pflanzengeographie, die Pflanzensoziologie, die Biocönologie und die Land- und Forstwirtschaft in zunehmendem Masse an Bedeutung, weshalb wir ihren Beziehungen zu diesen Wissensgebieten noch speziell etwas nachgehen wollen.

### 1. Verbreitungsbiologie und Floengeschichte

Für die Erforschung der Floren-, speziell der nacheiszeitlichen Waldgeschichte, ist vor allem die Kenntnis der Wandergeschwindigkeit der Arten wichtig; denn sie gestattet festzustellen, ob in einem gewissen Zeitabschnitt die Einwanderung der Waldbäume aus einem angenommenen Refugium in ein bestimmtes Gebiet überhaupt möglich war, oder ob nach näheren Zufluchtsstätten gesucht, vielleicht aber auch mit längeren Zeitabschnitten gerechnet werden muss. Wenn z. B. die waldgeschichtlichen Untersuchungen in Mittelschweden (FIRBAS 1935) für *Pinus silvestris* 205 - 262 m, für *Betula odorata* 205 - 262 m, für *Betula pendula* 194 m, für *Alnus incana* 179 - 229 m, für *Ulmus scabra* 194, und für *Corylus avellana* 128 - 194 m jährliche Verschiebung der Arealsgrenzen ergeben haben, so stehen dieselben nur bei *Alnus*, *Betula* und *Corylus* mit den bisherigen verbreitungsbio-

logischen Befunden einigermassen in Einklang; für *Pinus silvestris* und für *Ulmus scabra* sind sie zweifellos viel zu gross, um als wahrscheinlich angenommen werden zu können. Wir müssten den Kiefern häufige Verbreitungssprünge von 3 - 4 km, und den Ulmen sogar solche von 6 und mehr km zumuten. So weite Flugdistanzen liegen zwar im Bereich des Möglichen, gehören aber zu den seltenen Ausnahmefällen. Sollte sich jedoch die nacheiszeitliche Wiedereinwanderung dieser Waldbäume wirklich so rasch abgespielt haben, so dürfte man daraus folgern, dass auch den Ausnahmefällen der Samenverbreitung eine grosse Bedeutung zukommt. Manche Bäume hätten darnach nicht in geschlossener Front, sondern durch vereinzelte, vom Hauptareal weit entfernte Pioniere vom eisfrei gewordenen Gebiet wieder Besitz ergriffen.

Die Verbreitungsschranken bewirken vielfach das Vorrücken der Pflanzen in ein für die Besiedlung offenes Gebiet durch sogenannte Einfallsporten, durch die weder die Winde noch die Tiere aufgehalten werden. Als solche Eingangspforten in die Gebirge eignen sich vor allem die Flusstälern und im Kleinen auch die Passlücken. Die Schweiz hat beispielsweise einen kräftigen Einwanderungsstrom vom Donautal her über das Schaffhauserbecken und über Basel empfangen (NÄGELI 1898 und 1900, BECHERER 1925).

Die Verbreitungsschranken können sich auch nach der einen oder andern Richtung verschieden auswirken. So waren in den Alpen und in ihrem Vorland die Wanderungsbedingungen für die Ab- und Zuwanderungen der Arten vor und nach den Eiszeiten verschieden. Die Abwanderung hatte in ein grösstenteils vegetationsbedecktes, ja sogar bewaldetes Gebiet zu erfolgen. Der Wald aber wirkte zweifellos für viele Arten als Verbreitungsschranke. Er war jedoch an manchen Stellen durch die Flussläufe mit ihren breiten Sand- und Schotterbänken durchbrochen. Diese bildeten die Tore, durch die Rasen- und Schuttpflanzen nach unten ausweichen konnten. Die Sandern eigneten sich als erstes Siedlungsland, von dem aus die Verbreitung zu gegebener Zeit weiter ging. Die Abwanderung vieler Alpenpflanzen konnte daher in besonders grossem Umfang durch das fliessende Wasser erfolgen, das, wie wir auf Seite 95 gesehen haben, Verbreitungseinheiten jeglicher Beschaffenheit mit sich führen kann. Bei der Wiedereinwanderung öffnete sich Neuland, auf das die Vegetation einfach nachrücken konnte.

Jetzt spielten die Verbreitungsvorrichtungen für die Wind- und Tierverbreitung eine viel wichtigere Rolle als bei der Abwanderung. Die meteorochoren Arten hatten im allgemeinen den Vortritt. Ihnen folgten die Endo-, Epi- und Dysochoren rasch nach.

Die jüngste Zeit brachte die Ueberwindung der Verbreitungsschranken durch die Hemerochorie. Es findet nun ein ständiger Florenaustausch zwischen selbst weit voneinander entfernten Ländern statt. Er verändert die Kulturpflanzenareale, die Segetal-Ruderalflora und bewirkt die Erstarkung des Neophytenelements. Seit 1960 haben sich nach LANDOLT (1975) allein in der Schweiz 19 Arten neu eingebürgert. In Mitteleuropa sind z. B. *Oenothera biennis*, *Datura stramonium*, *Mimulus guttatus*, sowie gewisse *Solidago*-, *Erigeron*-, *Bidens*- und *Galinsoga*-Arten nordamerikanischen Ursprungs. Aus Sibirien stammt *Impatiens parviflora* und breitet sich, wie der aus Südwestasien eingewanderte Ehrenpreis *Veronica filiformis*, immer noch weiter aus. Das Mittelmeergebiet empfing nebst anderen Arten *Opuntia ficus-indica* und die Agave aus der Neuen Welt. Anderseits fanden von der Mittelmeerflora mehrere Arten, so *Briza maxima*, eine neue Heimat in Südamerika und *Veronica persica* hat von Europa aus Nordamerika, Yemen, das Kapland und Australien erobert.

## 2. Verbreitungsbiologie und Prähistorie

*Chenopodium album* und noch andere Unkräuter wie *Polygonum convolvulus* und *P. lapathifolium* werden vielfach als prähistorische Nutzpflanzen betrachtet (siehe NEUWEILER 1905 und VILLARET- von ROCHOW 1958). Das häufige Vorkommen von *Chenopodium album*-Samen in den Pfahlbauten überrascht aber nicht, wenn man bedenkt, dass die Pflanze zu den häufigsten Ruderalfpflanzen und Ackerunkräutern gehört und reichlich Samen produziert, die im Herbst zum Teil im Kot von weidenden Haustieren, insbesondere von Schafen und Ziegen zu finden sind (siehe MÜLLER-SCHNEIDER 1959). Dazu kommt, dass MESSIKOMMER (1883), der im steinzeitlichen Pfahlbau von Robenhausen am Pfäffikersee im Kanton Zürich *Chenopodium*-Samen in grosser Menge

entdeckte, dieselben stets in einer leichten, torfähnlichen Schicht, in der sich meist auch Exkremeante von Schaf und Ziege befanden, vorfand. Es ist somit ratsam bei der Einreihung von Ruderalpflanzen und Ackerunkräutern zu den prähistorischen Nutzpflanzen grosse Vorsicht walten zu lassen, weil auch durch Tiere eine Anhäufung von Samen und Früchten erfolgen konnte.

### 3. Verbreitungsbiologie und Pflanzengeographie

Die Grösse des Artareals hängt zweifellos zum Teil von der Wirksamkeit der Verbreitungsvorrichtungen der Pflanze ab. Schon WARMING (1918, S. 377) wies darauf hin, dass für die geographische Verbreitung der Arten auch der Umstand wichtig ist, welche Art zufällig an einem Ort zuerst anlangt. SCHIMPER (1898) fand, dass die Strandpflanzen in der Regel ein um so grösseres Areal einnehmen, je besser ihre Samen und Früchte mit den auf dem Strand gegebenen Verbreitungsbedingungen, speziell den Meeresströmungen im Einklang stehen. Diese Feststellung stimmt aber heute nur noch zum Teil. Wurde doch die Kokospalme im Lauf der Zeiten in fast allen meeresnahen Tropengebieten absichtlich und unabsichtlich durch die Menschen angesiedelt. So strandete am 9. Januar 1878 ein mit Kokosnüssen beladenes Schiff vor der Küste Floridas und brach auseinander. Die Früchte wurden an den Strand gespült und von den Einwohnern zur Anpflanzung der Kokospalme benutzt. Schon ULRICH (1928) schreibt deshalb mit Recht, dass die allermeisten Kosmopoliten ihre weite Ausbreitung dem Menschen verdanken.

Häufig stossen wir auch auf Pflanzenkolonien einer Art weit ausserhalb ihres eigentlichen Areals. Es kann sich dabei um Reliktstandorte aber auch um Neuansiedlungen handeln. Wenn wir z. B. in den Bergen Pflanzen in Höhen treffen, wo sie ihre Samen nicht mehr reifen können, so sind sie jedenfalls dank ihrer Verbreitungsagentien von unten her frisch eingewandert, stellen also Vorposten dar, die dem Klima vielleicht vorausge-eilt sind und bei entsprechenden Änderungen desselben sich dauernd halten

und vielleicht auch ausbreiten können. Solche Vorposten konnten z. B. bei der Station Alp Grüm an der Berninabahn zwischen 2050 und 2090 m ü. M. beobachtet werden. Dort wachsen seit mindestens 15 Jahren *Rosa pomifera* und die Labkräuter *Galium mollugo* und *G. verum* ohne inzwischen einmal Früchte gereift zu haben. Umgekehrt finden wir auch im Tiefland Pflanzen die ihre Hauptverbreitung in der alpinen Stufe oder im hohen Norden haben (siehe S. 95). Wenn dann der Außenposten weit ausserhalb der Verbreitungs- grenze liegt, darf in ihm ein Reliktstandort vermutet werden.

Besondere Aufmerksamkeit wird man auch der Keimverbreitung endemischer Arten schenken, wenn es gilt, ihre Zukunftsaussichten abzuwägen, denn in einer Zeit wie der unsrigen, in der so viele Terrainveränderungen vorgenommen werden, spielt die Mobilität der Arten für ihr Fortbestehen eine grosse Rolle.

Die Verbreitungsbiologie liefert im weitern nützliche Beiträge für die Beschreibung der natürlichen Vegetationsgebiete.

So sind innerhalb der Flora Mitteleuropas Vorrangigungen, die die Verbreitung durch den Wind oder durch Tiere bewirken am häufigsten. Im Zusammenhang mit der Anemochorie spielen ferner bei der Bereitstellung der Verbreitungseinheiten für den Transport xerochastische Mechanismen eine wichtige Rolle. Unter den Zoochoren tritt gegenüber benachbarten Floren die verhältnismässig grosse Zahl der Stomatochoren, die durch Ameisen verbreitet werden, besonders stark in Erscheinung. Recht gut vertreten sind ferner die Nautochoren und die Ballochoren, während die Ombrochoren und unter den Anemochoren die Bodenläufer fast ganz fehlen. Wie schon früher (Seite 174) ausgeführt wurde, hat in neuerer Zeit die Hemerocho- rie einen besonders grossen Umfang angenommen.

Im alpinen Sektor verstärkt sich mit der Höhe über Meer nach VOGLER (1901) die Anemochorie noch wesentlich. Dafür nehmen die Zoochoren ab. Von ihnen steigen die Endochoren, die durch Weidetiere verbreitet werden, z. B. *Sibbaldia procumbens* und mehrere *Carex*-Arten, sowie *Elyna myosuroides* am höchsten. Eine beträchtliche Anzahl verbreiteter Ubiquisten erreicht durch Endochorie auf den Schaf- und Viehlägern der Alpen höchste Standorte. Zu ihnen gehören z. B.: *Poa pratensis*, *Lolium perenne*, *Urtica*

*dioeca*, *Rumex arifolius*, *Chenopodium bonus-henricus*, *Cerastium caespitosum*, *Ranunculus acer*, *Alchemilla vulgaris*, *Trifolium repens*, *Veronica chamaedrys*, *V. serpyllifolia* und *Plantago major* (siehe BECHERER 1951).

Auch die endochoren Arten mit saftig-fleischigen Verbreitungseinheiten werden mit zunehmender Höhe seltener, können aber, wie beispielsweise die Vaccinien noch in Menge auftreten. BRAUN-BLANQUET (schriftliche Mitteilung) hat samenhältige Vogelexkremente noch auf dem 3400 m hohen Linardgipfel gefunden. Die Endochoren mit fleischigen Verbreitungseinheiten dürften daher in der Höhe weniger aus Mangel an Agentien, sondern viel eher, weil das Klima in den höchsten Vegetationsstufen die Lebensformen Baum und Strauch ausmerzt, wenige Vertreter aufweisen. Auch die durch die Ameisen transportierten Stomatochoren treten über der Waldgrenze stark zurück. STÄGER (1932) konnte im Gebiet der Belalp (Wallis) in Höhenlagen von 2100 - 2400 m ü. M., d. h. bis ca. 300 m über der Waldgrenze, immerhin noch den Transport der Samen von *Thesium alpinum*, *Melampyrum silvaticum*, *M. spec.* *Ajuga pyramidalis*, *Lathyrus montanus*, *Luzula pilosa*, *Trifolium thalii* und *Viola spec.* durch Ameisen beobachten. Hier von steigt *Trifolium thalii* bis in die Nivalstufe hinauf, dürfte aber dort oben kaum mehr durch Ameisen verbreitet werden. Von den Ombrochoren erreichen einzig einige *Pedicularis*-Arten die Nivalstufe, und von den Selbststreuern steigen nur *Cardamine resedifolia*, *C. alpina*, *Lotus corniculatus*, *Viola biflora* und *Viola calcarata* so hoch hinauf. Eigentliche, durch die Schneedecke nicht behinderte Wintersteher sind im Gebirge selten, aber bei vielen Arten nimmt die Verbreitung der Keimung nach dem Ausapern im Frühjahr ihren Fortgang. Zu bedenken ist ausserdem, dass die Samenproduktion der Alpenpflanzen, insbesondere derjenigen der Nivalstufe, im allgemeinen gering ist.

Als Besonderheit der arktischen Flora ist die Ausbildung verhältnismässig leichter Verbreitungseinheiten und die grosse Zahl der Windstreuer hervorzuheben (PORSILD 1920). Ferner treten nach PERTTULA (1941) in den Wäldern und Hainwiesen Finnlands viele Arten mit entschiedenem vegetativem Vermehrungs- und Wandervermögen auf.

Innerhalb der Mittelmeerflora, speziell aber in den weiten Steppen und Wüsten Afrikas, sind die Ombrochoren und Chamaechoren verhältnis-

mässig zahlreich. Parallel mit den Ombrochoren erweist sich ferner die als Hygrochasie bezeichnete Erscheinung als kennzeichnend für diese Gebiete. Während in Holland nur 9 Arten ihre Verbreitungseinheiten bei Befeuchtung freigeben, besitzt die Schweiz mit ihren mediterranen Einstrahlungen schon mindestens 16 hygrochastische Arten. Innerhalb der Flora von Montpellier konnten bis heute deren 24 festgestellt werden, und ZOHARI (1937) zählt für die Flora Palästinas 41 hygrochastische Arten auf. Die Ombrochorie in Verbindung mit Hygrochasie ist ausserdem unter den Mesembryanthemen Südafrikas häufig anzutreffen (siehe STRAKA 1955 und IHLENFELDT 1960).

Inselloren weisen nicht selten eine auffallend hohe Zahl von zoochoren Arten auf. Aufgrund der Berechnungen von CHRISTIANSEN (1959), haben von den urwüchsigen Gefäßpflanzen auf Helgoland 73,58 % durch Tiere, 16,34 % durch den Wind und 10,08 % durch die Meeresdrift die Insel erreicht.

Ausserdem treten synaptosperme, geokarpe, amphikarpe, basikarpe, heterokarpe Arten, sowie solche mit Bohr- und Kriechfrüchten und solche, deren Früchte oder Samen bei Benetzung Schleim absondern, auffallend häufig in den Steppen- und Wüstengebieten auf. Am besten ist dank der Arbeiten von MURBECK (1919 und 1920), ZOHARI (1937) und des Verfassers die geographische Verbreitung der Synaptospermie und der Schleimabsonderung (Myxospermie) dokumentiert. MURBECK (1920) hat innerhalb der nordafrikanischen Flora bei etwa 140 Arten Synaptospermie nachgewiesen. Gegen 100 dieser Arten reichen in die Sahara-Wüste hinein. Die Flora Palästinas zählt nach ZOHARI (1937) 11 % synaptosperme Arten, und diejenige von Montpellier nach eigenen Untersuchungen etwa fünfzig oder 2,5 %. Im Gegensatz hierzu kann MURBECK (1920) aus Fennoscandia nur 5 synaptosperme Arten nennen, von denen keine über 61° n. Breite hinausgeht. Zudem sind davon nur die Verbreitungseinheiten von *Medicago minima*, die auf xerotherme Standorte beschränkt ist, mehrsamig, während bei *Circaea lutetiana* und bei *Agrimonia odorata*, *Beta maritima*, *Salsola kali* sogar nur ein Teil der Verbreitungseinheiten mehr als einen keimfähigen Samen enthält. MURBECK (1919) berechnete ferner die Zahl der Arten, die aus ihren Samen oder Fruchtschalen bei Benetzung Schleim absondern, für Nord-

afrika auf 443 oder 11,1 %, für Skandinavien aber nur auf 50 oder 3,2 %. Von den 205 Arten der algerisch-tunesischen Sahara, welche nicht ausserhalb der Grenzen der eigentlichen Wüstenregion vorkommen, sondern nicht weniger als 40 oder 19,5 % bei Benetzung Schleim aus ihren Verbreitungseinheiten aus.

In den Tropen ist die Flora verbreitungsbiologisch noch wenig erforscht. Nach VAN DER PIJL (1972) und ENDRESS (1973) wachsen daselbst verhältnismässig viele Arten deren Samen mit einem Arillus oder einem fleischigen Integument ausgestattet sind. Ausserdem tritt die Kaulikarpie stark in Erscheinung, während sie in Nord- und Mitteleuropa nur durch den Seidelbast (*Daphne mezereum*) vertreten ist. In den Wäldern spielen die Dyso- und Endochorie durch Säugetiere eine grosse Rolle, denn von den vielen sich darin aufhaltenden Affen, Halbaffen, Fledertieren, Schweinen und Raubtieren sind die meisten auf saftig-fleischige oder nussartige Früchte erpicht. Damit in Zusammenhang steht wohl auch die Produktion von schweren und stark duftenden Früchten, die oft grosse, mit einem Arillus ausgestattete Samen enthalten. Die Vögel verbreiten daselbst meist die vielfach rot gefärbten kleineren Früchte. MORTON (1948), der im zentralasiatischen Urwald forschte, weist unter dem Titel "Der Urwald fliegt", auch auf die grosse Rolle der Verbreitung der Samen durch den Wind hin. Neben Arten mit geflügelten Samen wie *Entada polystachia*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Macrozamia macrocarpa*, *Aristolochia grandiflora* usw., fliegen daselbst die staubförmigen Samen der vielen epiphytischen Orchideen und die federleichten, mit einem aus 60 - 80 Haaren bestehenden Haarschopf ausgestatteten Tillandsien. Ausserdem gibt es noch viele Korbblütler die zum Typus der Trichometeorochoren gehören.

Untersuchungen von KEAY (1957) im nigerianischen Tropenwald ergaben, dass unter den ausgewachsenen Sträuchern, niedrigen Bäumen und Lianen keine Anemochoren vorkommen. Von den über die geschlossene Kronendecke hinaufragenden Baumarten aber 56,25 % anemochor sind. Nautochoren sind im Gebiet von Polynesien und an den tropischen Küsten von Südasien am zahlreichsten. In der nördlich temperierten Zone sind sie selten und auch längs der Küsten Südamerikas und Westafrikas nicht häufig.

Vergleicht man die ursprüngliche afrikanische Litoralflora mit derjenigen des tropischen Amerika, so zeigt sich eine auffallende Uebereinstimmung zwischen Westafrika und Westindien, während, abgesehen von den Ubiquisten, sich keine amerikanische Strandpflanze an der ostafrikanischen Küste zeigt. In Ostafrika finden wir eine etwas verarmte, aber rein ostindische Mangrove, in Westafrika eine reine amerikanische. SCHIMPER (1891), der als erster diese Feststellungen machte, führt als Ursache den Verlauf der tropischen Strömungen an. Die äquatoriale Strömung verbindet in gerader Linie die südlichen Inseln des Malayischen Archipels mit Madagaskar und der Mozambique-Küste über die Seychellen. Oestlich vom Kap der Guten Hoffnung biegt sie unter scharfem Winkel nach Südosten um, so dass ein Transport schwimmender Samen nach der tropischen Westküste verhindert wird, während einer Wanderung der Arten auf der Küste selbst klimatische Hindernisse entgegentreten. Auch die längs der Küsten verlaufenden Strömungen, die nach der Jahreszeit ihre Richtung wechseln, können zu einem Artenaustausch zwischen Ostafrika und Ostasien geführt haben. Für die tropische Mangrovevegetation ist ferner ganz speziell noch das starke Auftreten der Barochorie kennzeichnend.

#### 4. Verbreitungsbiologie, Pflanzensoziologie und Biocönologie

Primäre Voraussetzung für die Bildung einer Pflanzengesellschaft ist das Sicheinfinden von lebenden Keimen, speziell von Samen innerhalb eines bestimmten Lebensraumes. Wenn Samen neuer Arten darin eintreffen, können nach der ersten Besiedlung im Lauf der Zeit auch eine Reihe von Wandlungen des Vegetationsteppichs, sogenannte Sukzessionen, aufeinanderfolgen, bis ein gewisser klimatisch bedingter Endzustand eintritt, der Klimax genannt wird. Je nachdem nun die Keime dieser oder jener Art früher oder später ankommen, wird der Wettbewerb um den Lebensraum und der Ablauf der Sukzessionen zum mindesten in bezug auf seine Geschwindigkeit sich verschieden gestalten. Es lohnt sich daher die Verbreitungsbiologie ganzer Gesellschaften zu studieren, wie dies bereits in einer Anzahl pflanzen-

soziologischer Arbeiten, u. a. in denjenigen von QUANTIN (1935), SOROCÉA-NU (1936), MOLINIER und MÜLLER-SCHNEIDER (1938), BLONDEL (1941), POTTIER-ALAPETITE (1942), TSCHOU YEN-TCHENG (1949), MEDWECKA-KORNAS (1950), ZARZYCHI (1961) und KORNAS (1972) geschehen ist.

Durch die Errechnung der prozentualen Zugehörigkeit der Kenn- und stetigen Begleitarten zu den Verbreitungstypen erhält man das verbreitungsbiologische Spektrum einer Pflanzengesellschaft, das Einblick in die Oekologie derselben gibt. Oft werden mit Vorteil auch Angaben über die Öffnungsmechanismen und die verbreitungshemmenden Vorrichtungen beigefügt, weil diese auch noch auf die klimatischen Faktoren, denen die Assoziation entspricht, hinweisen. Würden die zufälligen Arten mitberücksichtigt, so käme vielfach ein Ausgleich der verbreitungsbiologischen Besonderheiten mit andern Gesellschaften zustande; denn diese ergeben, für sich allein betrachtet, meist ein ganz anderes Verbreitungsspektrum als die Kenn- und steten Arten.

Initialstadien und Pflanzengesellschaften auf Rohböden wie das *Brachypodietum ramosii* Braun-Blanquet 1924 - Initialstatium auf Roterdeböden Südfrankreichs, und das *Petasitetum paradoxii* Beger 1922 (Abb. 47) der alpinen Kalkschutthalden, bestehen bis zu 4/5 aus anemochoren Arten. Auch im *Myricario-Chondriletum* Braun-Blanquet 1938, der Pioniergesellschaft längs den Alpenflüssen, überwiegen die Anemochoren. Ihre nach VOLK und BRAUN-BLANQUET (1940) wichtigsten Kennarten, *Epilobium fleischeri*, *Erigeron acer* ssp. *droebachiensis*, *Chondrilla prenanthoides*, *Myricaria germanica* und *Hieracium piloselloides*, gehören alle zu den Schirmfliegern. Zu ihnen gesellen sich als Spezialität dieser Assoziation im Churer Rheintal und Domleschg noch eine grosse Zahl Alpenschwemmlinge (Bythisochoren) wie *Anthyllis vulneraria*, *Erucastrum nasturtiifolium*, *Gypsophila repens*, *Linaria alpina*, *Chrysanthemum alpinum* usw., die unabhängig von ihren normalen Verbreitungsvorrichtungen durch das zu Tal fliessende Wasser angeschwemmt werden. Auch unter den Begleitarten dieser Pflanzengesellschaft herrschen die Anemochoren und die Schwemmlinge vor. Die Anemochoren, insbesondere die Schirmflieger (Trichometeorochoren mit einem schirmförmigen Flugapparat), erweisen sich gleichsam als die schnelle Fallschirmtruppe der Landpflanzen, die von einem noch unbesie-

delten Gelände zuerst Besitz ergreift. Auf sie folgen dann namentlich zoochore Arten nach (siehe MÜLLER-SCHNEIDER 1964).

Dort, wo die Tiere lagern, unter überhängenden Felsen der Alpen, in der näheren Umgebung der Ställe und längs den Wanderstrassen der Weidetiere, bilden sich sogar fast rein zoochore Gesellschaften wie das *Lappulo-Asperugetum* Braun-Blanquet 1919 und das *Matricario-Lolietum* Tüxen 1937 aus. Das *Lappulo-Asperugetum* (Abb. 49) der sogenannten Felsbalmläger, wo das Kleinvieh lagert, enthält neben Endochoren auch viele Epichoren. Die Arten des *Matricario-Lolietum* (Abb. 48), einer Trittpflanzengesellschaft, die auf Feldwegen und Rasenplätzen der Siedlungen anzutreffen ist, werden zu nahezu 2/3 endochor und zu einem ganz kleinen Teil epichor verbreitet. Im übrigen spielt bei dieser Gesellschaft auch die Hemerochorie eine grosse Rolle.

Reich an endochoren Arten, die durch Weidetiere verbreitet werden, sind erwartungsgemäss auch manche Rasengesellschaften, so die Gold- und die Glatthaferwiese. Selbst in magern Rasen können endochore Arten zahlreich auftreten.

WALTER (1957), der auf einer längeren Forschungsreise durch Südwestafrika die Ursache der Verbuschung untersuchte, kam zum Schluss, dass die starke Beweidung die Gräser schwächt, die dornigen Büsche jedoch nicht. Letztere können daher ihre beim Weidevieh beliebten Früchte reifen. Die Samen derselben passieren unbeschädigt den Darm der Tiere und die Kothäufen bieten ihnen zudem ein gutes Keimbett. Ebenso breitete sich auf der Trimmiser Allmend bei Chur früher auch *Berberis vulgaris* durch die Ziegen aus.

Die Anzahl der Hemerochoren einer Pflanzengesellschaft bringt deren Abhängigkeit von den menschlichen Tätigkeiten zum Ausdruck. Das *Onopordetum acanthii* Braun-Blanquet 1922, das Oedland in der Nähe von Höfen und Dörfern besiedelt, setzt sich z. B. mindestens zu einem Drittel aus Arten zusammen, die direkt oder indirekt durch Menschen angesiedelt werden. KORNAS (1972) zeigt, dass in den Getreide-Unkrautgesellschaften der Gorcach-Berge in Polen die Speirochoren deutlich vorherrschen. Ferner kann die in der Gegenwart äusserst wirksame Agochorie zur Ansiedlung von

## Graphische Darstellung der Verbreitungsspektren einiger Pflanzengesellschaften

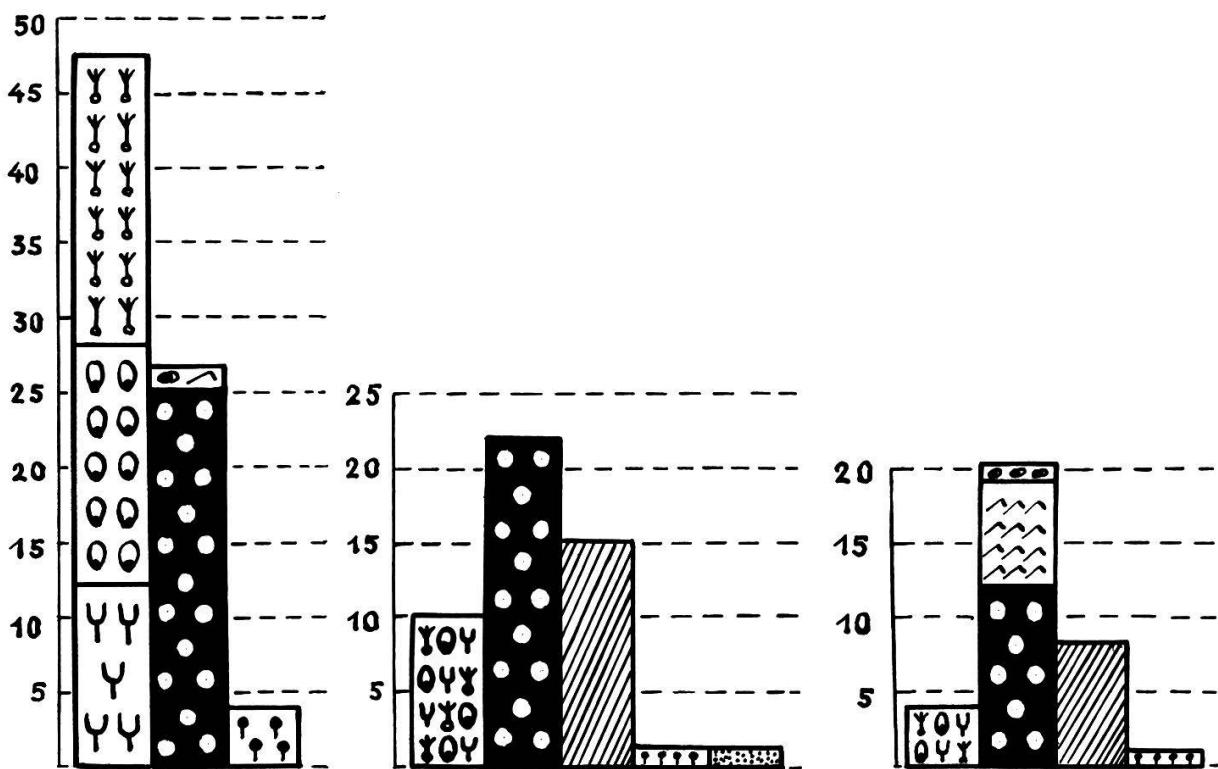
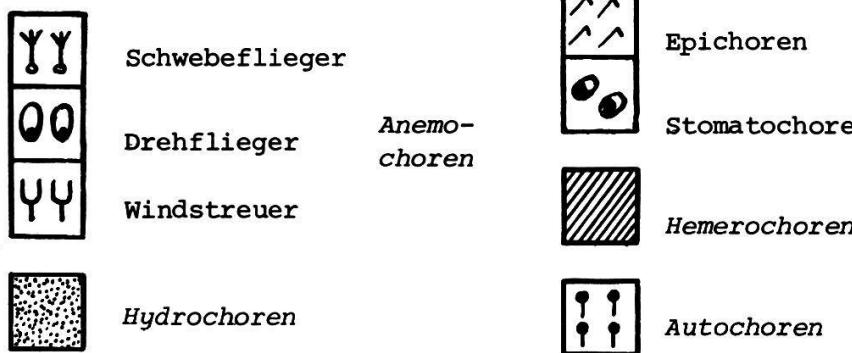


Abb. 47. *Petasitetum paradoxi* Beger 1922,  
67 Arten.

Abb. 48. *Matricario-Lolietum*  
Tüxen 1937,  
35 Arten.

Abb. 49. *Lappulo-Asperugetum* Br.-Bl.  
1919, 28 Arten.



Anmerkung: Das Verbreitungsspektrum vom *Petasitetum paradoxi* Beger 1922 wurde auf Grund der Assoziationsstabelle von JENNY-LIPS (1930, S. 186), dasjenige vom *Matricario-Lolietum* Tüxen 1937 und vom *Lappulo-Asperugetum* Br.-Bl. 1919 auf Grund von noch nicht veröffentlichten Tabellen von BRAUN-BLANQUET erstellt.

Schwebeflieger = Ballonflieger und Schirmflieger.

Adventivpflanzen führen, die in bestehende Pflanzengesellschaften eindringen und sich mittelst ihrer natürlichen Verbreitungsvorrichtungen darin ausbreiten. Solche Arten sind in der Schweiz z. B. die Goldruten (*Solidago serotina* und *S. canadensis*), die Sonnenhüte (*Rudbeckia laciniata* und *R. hirta*) und der Topinambur (*Helianthus tuberosus*) aus Nordamerika, der Verlotsche Beifuss (*Artemisia verlotorum*) aus Sibirien, das Kleinblütige und das Honigspringkraut (*Impatiens parviflora* und *I. glandulifera*) aus Sibirien bzw. Ostindien sowie der Spitze Knöterich (*Polygonum cuspidatum*) aus Japan. Diese fremdländischen Arten haben sich nach MOOR (1958) in der Aue der Birs bei Basel in jüngster Zeit zu einer neuen Pflanzengesellschaft, die er *Impatienti-Solidaginetum* Moor 1958 nennt, zusammen geschlossen und die ursprünglich dort gedeihende *Cuscuto-Convolvuletum*-Gesellschaft Tüxen 1947 verdrängt.

Für die Trockenrasen-Gesellschaften ist das verhältnismässig häufige Auftreten synaptospermer, myxospermer, geo-, amphi- und basikarper, sowie mit hygrochastischen Einrichtungen und mit Bohrapparaten ausgestatteten Arten charakteristisch.

Während im *Brachypodietum ramosii* Braun-Blanquet 1924 Südfrankreichs von 89 Arten 7 synaptosperm sind (4 *Medicago spec.*, *Hippocrepis comosa*, *H. ciliata* und *Hedyonois cretica*) ist im *Xerobrometum raeticum* Braun-Blanquet 1915 von 83 Arten nur noch *Medicago minima* synaptosperm. Die Trockenstreuer sind in denselben Gesellschaften mit 9 bzw. 3 Arten vertreten. Im Gegensatz dazu befinden sich im *Xerobrometum raeticum* Braun-Blanquet 1915 mehr Arten mit xerochastischen Öffnungsmechanismen als im *Brachypodietum ramosii* Braun-Blanquet 1924. In bezug auf die Häufigkeit der Hygrochasia besteht jedoch kein Unterschied. Im über der Waldgrenze auf Silikatuntergrund wachsenden *Elynetum* Braun-Blanquet 1919 aufgenommen von HARTMANN (1971) vertritt unter 68 Arten nur *Viola calcarata* die Trockenstreuer. Synaptospermie, Myxospermie und Hygrochasia kommen überhaupt nicht vor. Dagegen weisen rund 1/3 der Arten xerochastische Bewegungsmechanismen auf.

Dass in den Pflanzengesellschaften des Wassers die Nautochoren einen grossen Anteil haben, ist ebenfalls leicht begreiflich. In der Mangrove

treten dazu noch das Auskeimen der Samen auf der Mutterpflanze und die Barochorie als weitere Eigentümlichkeiten in Erscheinung. Ferner bilden fast alle Pflanzen der See- und Ufergesellschaften, wie z. B. die Nadelbinsenassoziation *Heleocharitetum acicularis* Koch 1926 vegetative Verbreitungseinheiten aus, die sie durch Selbstablegung ansiedeln; der wechselnde Stand des Wasserspiegels gefährdet nicht nur die Bildung der Samen, sondern erschwert auch deren Ansiedlung auf dem überspülten Grund.

Am mannigfältigsten ist in der Regel das verbreitungsbiologische Spektrum mehrschichtiger Waldgesellschaften, wie schon SERNANDER (1901 und 1906) erkannt hat.

Die Bäume der Hochwaldschicht der Fichten-, Föhren-, Erlen- und Ahornwälder sind anemochor. In der Hochwaldschicht der Kastanien-, Eichen-, Buchen- und Arvenwälder dagegen treten die Anemochoren auf Kosten der Dysochoren zurück. Nebst dem Wind bewirken hier kräftige Vögel, nämlich Häher, Spechte, Tauben und Krähen die Verbreitung der Samen. Die Bäume und Sträucher der Unterwald und Gebüschschicht produzieren die meisten fleischigen Verbreitungseinheiten. Zwischen ihren Zweigen und Aesten, wo sie gegen Unwetter und Feinde geschützt sind, verleben die beerenfressenden Kleinvögel einen grossen Teil ihres Daseins und verbreiten deren Samen auf endo- oder hemiendochorem Weg. In der Feldschicht treten dann namentlich noch Säugetiere und Ameisen als Verbreitungsagentien auf. Hier herrscht eine grosse Mannigfaltigkeit an Verbreitungsvorrichtungen. Wir treffen anemochore, epichore, endochore, stomatochore und autochore Arten an. Arten mit hygrochastischen Öffnungsmechanismen und solche mit verbreitungshemmenden Vorrichtungen sind selbst in den mediterranen Wäldern äusserst selten.

Der Verbreitungsmodus bedingt oft weitgehend auch die Soziabilität der Pflanzen innerhalb einer Gesellschaft. So bilden die Ballochoren vielfach Herden, weil sie ihre Samen in grosser Dichtigkeit um sich streuen. Die endochore Verbreitung durch Rinder fördert die Bildung bestimmter Populationen auf den Weiden.

Für die Biocönologie sind die Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren, wie sie durch die Zoolochorie zum Ausdruck kommen, noch

speziell der Beachtung wert. Bei den Epichoren stellen wir nur eine einseitige Ausnutzung der Tiere durch Pflanzen fest. Es kann sogar vorkommen, dass die Tiere unter den in die Haut eindringenden Haftvorrichtungen zu leiden haben. Bei den Dyso-, Stomato- und Endochoren sind beide Partner voneinander abhängig. Die Tiere empfangen Nahrung und entfernen gleichzeitig die Samen von ihren Mutterpflanzen. In bezug auf die Unvollkommenheit dieser gegenseitigen Abhängigkeitsbeziehungen zeigen sich aber erhebliche Unterschiede. Bei den Dysochoren erfolgt die Verbreitung nur auf Kosten eines grossen Teils der arteigenen Samen. Diese werden von den Tieren ihres nährstoffreichen Inhalts wegen aufgesucht und transportiert. Nur wenige entgehen dabei der Gefahr zerstört zu werden. Die Samen der trockenfrüchtigen Endochoren bleiben vielfach ganz; dagegen erleiden die Sprosssteile der Mutterpflanzen oft grossen Schaden. Höchste Vollkommenheit in den Abhängigkeitsbeziehungen zwischen zwei Organismen finden wir dagegen bei den Stomatochoren und den Endochoren mit Fruchtfleisch. Bei ihnen empfängt das Tier Nährstoffe, die die Pflanze, ohne irgendwelchen Schaden zu nehmen, abgeben kann, und es besorgt gleichzeitig die Verbreitung der Samen. Zwischen den beiden Partnern besteht gewissermasser eine freie Symbiose.

Die Zahl und die prozentuale Verteilung der Zoochoren innerhalb einer Lebensgemeinschaft wird dadurch zum wertvollen Zeiger für deren Organisationshöhe. Je mehr sie Stomatochoren und Endochoren mit Fruchtfleisch enthält, auf um so höherer Stufe steht sie vom Verbreitungsbiologischen Standpunkt aus. Es sind gerade die soziologisch hochorganisierten Pflanzengesellschaften, die Wälder, in denen nicht nur die vielseitigsten, sondern auch die vollkommensten Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren am zahlreichsten auftreten.

## 5. Verbreitungsbioologie und Land- und Forstwirtschaft

In der Land- und Forstwirtschaft ist die natürliche Ansiedlung von Pflanzen bald erwünscht, bald unerwünscht. Je nachdem wird man diese zu

fördern oder zu bekämpfen suchen. Mindestens historisches Interesse verdient in diesem Zusammenhang die Anpflanzung des Nelkenpfefferbaumes (*Pimenta vulgaris*) auf Jamaika. Nach MORRIS (KEMPSKI 1906, S. 13) haben die Farmer Jamaikas die Beobachtung gemacht, dass sie sich das Anpflanzen der Pimentbäume ersparen können. Es genügt zur Anlage einer Nelkenpfefferplantage ein Stück Land in der Nähe einer bereits bestehenden Plantage urbar zu machen. Nach einem Jahr hat sich dann die ganze Fläche mit jungen Pimentbäumen bedeckt. Die Samen sind mit den Exkrementen der Vögel dahin gelangt und wurden beim Passieren des Tierkörpers für die Keimung günstig vorbereitet.

Sehr sinnreich machten sich auch die Schafzüchter Südafrikas die Endochorie zweier *Mesembryanthemum*-Arten zunutze. Nach LIVINGSTONE (KEMPSKI 1906, S. 15) folgen dort *Mesembryanthemum edule* und *M. acinaciforme* dem Eintrocknen des Landes auf dem Fuss nach, keimen hier und überziehen den Boden mit einer grünen, wohltätigen Pflanzendecke. Um diese nun so gleichmässig wie möglich zu bewerkstelligen, speichert der Kolonist grosse Haufen jener fleischigen Kräuter zusammen mit den reifen Früchten auf, überlässt sie den Schafherden zum Futter und hat dann die Freude, die unverdauten Samenkörner mit den Exkrementen der über die Steppe getriebenen Herden gleichmässiger verbreitet zu sehen, als es sonst möglich gewesen wäre. Ob solche Praktiken heute noch bestehen, entzieht sich leider unserer Kenntnis. CAMPELL (1950) aber hat gezeigt, dass in den Alpen die Verbreitung der Arve durch den Nusshäher (*Nucifraga caryocatactes*) für die Forstwirtschaft von erheblichem Wert ist. Unzählige Beispiele von Arvenverjüngungen weit über der obersten Wald- und Baumgrenze bilden nach diesem Autor den besten Beweis für die unschätzbare forstliche Leistung dieses Vogels, dessen Abschuss bis vor wenigen Jahren noch durch eine Prämie belohnt wurde.

Am Calanda gegenüber Chur wurde ferner beobachtet, dass Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) Buchennüsschen in den Föhrenwald (*Erico-Pinetum-silvestris* Braun-Blanquet 1939) eintrugen. OLMSTED (1937) schildert, dass in Connecticut Schwarzeichen (*Quercus velutina*) viele Gebiete besiedeln, weil ihre Früchte durch Eichhörnchen weggetragen und vergraben werden.

Der waldbauliche Nutzen der Häher und Eichhörnchen wird jedoch vielfach auch bestritten. So kommt CAHALANE (1942) zum Schluss, dass die Fuchs-Eichhörnchen (*Sciurus niger*) 99 % der versteckten Eicheln und Hickory-Nüsse wieder finden und sie deshalb die Ausbreitung des Eichen-Hickory-Waldes verhindern, wenn sie zahlreich sind. Wenn aber von einer Eiche die 15000 Früchte produzierte, 150 weggetragene nicht verzehrt werden, so ist dies für die Ausbreitung der Art immer noch von gröserer Bedeutung, als wenn alle nur zu Boden fallen und unter der Krone liegen bleiben würden. Dort aber, wo nur wenige Bäume einer Art stehen und der Forstmann die Samen zur Aussaat benützen möchte, ist es verständlich, wenn er die Häher und Eichhörnchen als Schädlinge empfindet.

Der Kuriosität halber sei hier auch noch erwähnt, dass nach ROTTA (1966) Samensammler in den USA sich die Eichhörnchen zunutze machen um sich Saatgut von Nadelbäumen zu beschaffen. Die Sammler spüren deren Vorratskammern auf, die mit den besten Nadelholzzapfen, sorgfältig nach Baumarten sortiert, gefüllt sind. Die beraubten Speicher werden mit Mais und andern Körnern aufgefüllt.

Es hat sich ferner erwiesen, dass man nach Waldbränden und Bergstürzen in der subalpinen Stufe mit dem Anflug von Weidensamen aus grossen Distanzen rechnen darf und sich so das Pflanzen von sogenannten Vorbauhölzern, die für die Wiederbestockung sehr wichtig sind, weitgehend ersparen kann.

In der Nähe und zwischen den Rebarealen der bündnerischen Herrschaft fallen oft die vielen Holundersträucher (*Sambucus nigra*) auf. Weil die Stare (*Sturnus vulgaris*) gierig deren schwarze Beeren verzehren, helfen sie mit, dieselben von den kostbaren Weintrauben fernzuhalten.

Für die Verjüngung der Wiesen kommt dem bei der Emddüttterung im Hofdünger massenhaft vorhandenen Weissklee (*Trifolium repens*)-Samen grosse Bedeutung zu. Es ist bekannt, dass in Saatmischungen ausgesäter Weissklee bald verschwindet, und sofern eine Düngung mit Hofdünger erfolgt, in späteren Jahren durch den einheimischen Weissklee ersetzt wird. In Erkenntnis dieser Tatsache wird nach SALZMANN (1946, S. 43) schon vielfach der Weissklee nicht mehr in Saatmischungen aufgenommen, da dies offensicht-

lich einer Verschwendung gleich käme.

Soll die Unkrautbekämpfung wirksam sein, so muss schon die Einführung der Samen in die Kulturen verhindert werden, was wiederum nur möglich ist, wenn deren Verbreitungsmöglichkeiten bekannt sind. Viele Hemerochoren wie *Cuscuta epithymum*, *Rumex obtusifolius*, *Agrostemma githago* und andere werden heute durch weitgehende Reinigung des Saatgutes von den Aeckern und Kunstmiesen ferngehalten. Schwieriger ist schon, den Endochoren beizukommen. Bei langer Lagerung des Hofdüngers gehen sie zwar zu einem kleinen Teil zugrunde. Durch die auf den Weiden abgesetzten Exkremepte des Viehs erfolgt aber nach eigener Erfahrung (MÜLLER-SCHNEIDER 1945 und 1954) eine starke Ausbreitung von *Urtica dioeca*, *Rumex* und *Chenopodium*-Arten und von *Plantago major*. Auch den Anemochoren ist schwer beizukommen. Das beste Mittel, den Unkräutern Herr zu werden, ist immer noch die Verhinderung der Fruchtbildung.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass die dem käuflichen Saatgut beigemengten Unkrautsamen es ermöglichen, dessen Herkunft zu bestimmen.

## 6. Einfluss der Samenverbreitung auf die Evolution

Die Erde selbst und damit auch die Lebensverhältnisse für alle sie bewohnenden Lebewesen verändern sich beständig. Dies gilt auch in bezug auf die Siedlungs- und Verbreitungsmöglichkeiten, die sich den Pflanzen bieten. Sie können, wie vor allem bei der Schilderung der Speirochoren gezeigt wurde, zu Neuanpassungen führen. Ausserdem wird durch die Begegnung von weit voneinander entfernten Sippen die Bildung neuer hybridogener Abkömmlinge gefördert.

SCHOLZ (1970) macht diesbezüglich auf die in Berlin und andernorts aus Nordamerika eingeführte *Achillea lanulosa* Nutt., die zum Formenkreis von *A. millefolium* L. gehört, aufmerksam. Sie ist in ihrem Stammland ähnlich formenreich wie die europäische *A. millefolium* und beteiligt sich heute bereits an der Evolution und Biotypenanreicherung der europäischen

**Sippen des *A. millefolium*-Komplexes.** Auf den Grasplätzen Berlins wurden denn auch bereits *A. lanulosa*-Hybriden festgestellt, die nicht eindeutig der fremdländischen oder der alteingesessenen bzw. einheimischen Art zugeordnet werden können.

Die hemerochoren Ankömmlinge bedrohen, ja verdrängen sogar manchmal die alteingesessenen Arten und Sippen. Anderseits aber können durch die Bereicherung des Genpools neue Sippen entstehen, die die einheimischen Gewächse an ökologischer und physiologischer Leistungsfähigkeit übertreffen, d.h. sich an die veränderten Lebensbedingungen besser anzupassen vermögen. So sind z. B. nach LANDOLT (1970) viele europäische Wiesenpflanzen hybridogene Abkömmlinge von mittel- und südeuropäischen Gebirgs-sippen und submediterranen Sippen.

Diese Hinweise mögen genügen, um die Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen als wertvolles Glied der botanischen Forschung erscheinen zu lassen, das trotz der schon reichlich vorhandenen Literatur noch sehr entwicklungsbedürftig ist.